

SPÉCIFICITÉ DES TRÉMATODES DE POISSONS

PAR

C. MAILLARD

Lorsque l'on étudie les Trématodes, l'on est frappé par leur dispersion parmi les Vertébrés et le manque apparent de spécificité, certaines familles (Opisthorchiidae, Microphallidae, Plagiorchiidae, etc...) étant présentes dans toutes les classes de Vertébrés.

Pourtant, si l'on ne considère que les Trématodes de Poissons, l'on s'aperçoit que la majorité des espèces ne se rencontre que chez ces hôtes, et que de nombreuses superfamilles ont une spécificité étroite avec les Poissons. Les Azygioidea, les Bucephaloidea, les Fellodistomoidea ne sont parasites (à une ou deux exceptions près) que de Poissons. C'est d'ailleurs cette répartition qui a conduit les auteurs d'ouvrages systématiques (Yamaguti, 1971, en particulier) à présenter les Trématodes selon les classes de Vertébrés, hôtes définitifs.

Chez les Trématodes de Poissons, la notion de spécificité est assez confuse, mais l'on peut faire un certain nombre de constatations. Pour présenter ces constatations, nous considérerons la spécificité à deux niveaux :

— la spécificité « *sensu stricto* », qui concerne les relations d'une espèce de parasite avec une ou plusieurs espèces d'hôtes,

— la spécificité « *sensu lato* » qui comprend les relations de parasites, de taxons d'un niveau supérieur à l'espèce (genre, famille, etc...) vis-à-vis des différents groupes taxonomiques de leurs hôtes. Dans ce type de relations, le terme de spécificité nous paraît impropre puisqu'il ne s'agit plus d'espèce. Peut-être existe-t-il une dénomination pour les désigner. Dans le cas contraire, il conviendrait de leur trouver un nom pour rendre plus compréhensible la littérature sur les relations phylétiques hôte-parasite.

A. — SPÉCIFICITÉ « SENSU STRICTO »

Chez les Trématodes de Poissons, elle peut être oioxène, sténoxène ou euryxène, selon les définitions proposées par Euzet et Combes, 1980.

1. — Spécificité oioxène.

Une espèce de Trématode ne peut vivre que chez une espèce de Poisson. Comme l'avait souligné Manter à Neuchâtel, en 1957, la majorité des espèces de Trématodes de Poissons ne sont parasites que d'un seul hôte. Depuis, de nombreux auteurs ont souligné cette oioxénie (Yamaguti, 1952, 1953 ; Zhukov, 1976).

Dans l'étang de Thau (France), où nous avons réalisé plusieurs cycles évolutifs de Trématodes, tous les petits Poissons sont porteurs d'un nombre important de métacercaires des six Trématodes

parasites à l'état adultes du Loup (*Dicentrarchus labrax*). Seul ce Poisson s'infeste et jamais les autres Poissons ichthyophages de l'étang (*Anguilla*, *Flesus*, etc...). De même, bien que *D. labrax* consomme de nombreuses Crevettes et de nombreuses *Nereis*, nous n'avons jamais observé d'individus parasités par *Helicometra* ou par *Deropristis*, dont les métacercaires sont présentes dans ces deux hôtes intermédiaires.

2. — Spécificité sténoxène.

Dans ce cas, une espèce de Trématode se rencontre dans des Poissons systématiquement voisins.

Ces cas sont nombreux. Ainsi, certaines espèces de Haploporidae ou de Haploplanchnidae se rencontrent indistinctement chez toutes les espèces de Muges méditerranéens (*Mugil*, *Liza*, *Chelon*), mais uniquement chez eux, comme cela a pu être prouvé expérimentalement.

3. — Spécificité euryxène.

Dans ce dernier cas, une espèce se rencontre dans de nombreux hôtes. Les exemples ne sont pas rares chez les Trématodes de Poissons, bien que nettement moins nombreux que les précédents.

Ainsi, *Azygia lucii* (Mueller, 1776) (Azygiidae) et *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827 (Bucephalidae) se rencontrent dans la majorité des super-ordres de Téléostéens et même chez les Chondrostéens.

Il faut cependant remarquer que les espèces très ubiquistes sont généralement les espèces-types des genres ou des familles. Elles ont donc été décrites les premières et l'on peut supposer que de nombreuses confusions ont été faites à une époque où les critères taxonomiques étaient peu nombreux. Ce sont ces confusions qui persistent dans la littérature. L'affinement des méthodes de détermination et surtout la réalisation expérimentale des cycles évolutifs montrent que, très souvent, ces espèces sont composites et formées de plusieurs espèces jumelles.

Podocotyle atomon (Rudolphi, 1802) est une espèce de Opecoelidae euryxène, qui a été décrite dans des Téléostéens très divers et même des Sélaciens. Des expériences pratiquées avec des Cyprinidae, des Percidae, des Catostomidae et des Centrarchidae, ont montré que seules les espèces du genre *Lepomis* (appartenant à cette dernière famille) pouvaient être infestées par l'adulte.

Même dans les cas où l'euryxénie a été prouvée expérimentalement (comme pour *Azygia lucii*, par exemple), il apparaît qu'il existe des hôtes définitifs principaux et des hôtes définitifs secondaires (Odening, 1974). Le problème posé par *Azygia lucii* est cependant loin d'être entièrement résolu puisque Frolova et Sbeherhina (1976) ont montré expérimentalement que l'on pouvait distinguer, chez le Brochet, des individus de *A. lucii*, à petits œufs et des individus à gros œufs, et qu'à partir de ces œufs, on obtenait des cercaires différentes chez deux Mollusques distincts : *Esox lucius* est donc l'hôte de deux espèces de *Azygia* (*A. lucii* et *A. inopinata*). Peut-être existe-t-il d'autres espèces de *Azygia*, actuellement nommée à tort *A. lucii*. C'est ce que laisse supposer le travail de Koval (1971) qui trouve chez des individus de *Azygia lucii*, récoltés chez huit Poissons différents, huit dispositions des glandes vitellogènes.

Robde (1978) démontre que le degré de spécificité des Trématodes de Poissons augmente des hautes latitudes vers les basses, les Digènes oïoxènes étant beaucoup plus nombreux dans les mers chaudes que dans les mers froides. Cet auteur explique ce gradient par une spécificité d'ordre écologique : les Trématodes ont généralement une stratégie de type R et peuvent infester plusieurs espèces d'hôtes dans les hautes latitudes où les espèces sont moins nombreuses et moins séparées écologiquement.

Ces idées sont intéressantes, car il est certain que les faunes sont moins diversifiées dans les mers froides que dans les mers chaudes. Les recoupements des régimes alimentaires des différentes espèces de Poissons, plus nombreux dans les hautes latitudes, faciliteraient le changement d'hôte pour les Trématodes qui utilisent ces chaînes alimentaires. Cependant, cette pauvreté en espèces, compensée par un plus grand nombre d'individus, se retrouve aussi dans les étangs saumâtres où nous

avons travaillé et comme nous l'avons dit précédemment, les Trématodes de ces milieux ont une spécificité étroite qui tend à prouver une spécificité d'ordre phylétique, plutôt qu'écologique.

L'euryxénie des espèces des régions froides du globe est donc à prouver expérimentalement afin de vérifier l'existence de ce gradient de spécificité. En règle générale, cette spécificité *sensu stricto* est oio-stenoxène chez les Poissons, ce qui est en contradiction avec ce que l'on constate pour les Trématodes de Vertébrés supérieurs qui sont généralement très euryxènes.

B. — SPÉCIFICITÉ « SENSU LATO »

Dans ce cas, le phénomène est inverse : les parasites de taxons d'un niveau supérieur à l'espèce, présentent tous une grande ubiquité.

Des représentants des différents genres ou familles de Trématodes de Poissons se rencontrent dans tous les groupes de ces hôtes. Ainsi, chez les Bucephalidae, le genre *Bucephalus* se rencontre aussi bien en eau douce chez les Siluridae (Ostariophysii), les Esocidae (Protacanthopterygii), les Anguillidae (Elopomorpha) et les Salmonidae qu'en eau de mer chez les Acanthopterygii (*Bucephalus carangis*, parasite de Carangidae), les Clupeomorpha (*B. clupei*), les Paracanthopterygii (*B. gadorum*, parasite de Gadiformes), les Chondrosteens (*B. polymorphus*, parasite de *Huso*) et les Sélaciens (*B. confusus*, parasite de *Raja*).

Cette ubiquité des genres et des familles est la règle générale pour les Trématodes de Poissons.

Elle présente cependant quelques exceptions. Toujours chez les Bucephalidae par exemple, les quatre espèces du genre *Alcicornis* sont parasites de Téléostéens du genre *Caranx* et sept espèces sur huit du genre *Dollfusrema* sont parasites de Murènes (*Gymnothorax*). On peut aussi citer la sous-famille des Enenterinae (Opecoelidae) dont les trois genres renferment dix espèces, sont tous parasites de Poissons du genre *Kyphosus*, et la famille des Mesometridae dont les cinq espèces, réparties en deux genres, sont parasites de *Box salpa*. Cependant, même dans ces cas, il ne semble pas possible de mettre en évidence d'évolution répondant à la règle de Farenhol'z entre les Poissons et les Trématodes.

En conclusion, les quelques tentatives de phylogénèse de Trématodes de Poissons, même sur des groupes restreints (Bayssade-Dufour et Maillard, 1974 ; Pritchard, 1966 ; Gibson et Bray, 1979), n'ont montré aucune similitude avec la phylogénèse des Poissons-hôtes.

Les espèces de Trématodes considérées comme primitives à cause de leur cycle, ne sont pas inféodées à des Poissons primitifs. Ainsi, les espèces de la famille des Sanguinicolidae sont parasites de Poissons marins ou dulçaquicoles. On les rencontre chez les Sélaciens et les Holocéphales, mais aussi dans les différents ordres de Téléostéens et elles ne montrent pas de spécificité d'ordre phylogénique (Smith, 1972).

La spécificité vis-à-vis des Mollusques, premiers hôtes intermédiaires, est nettement plus marquée et les progrès des connaissances sur les cycles évolutifs ont permis de mettre en évidence certains points importants :

— le nombre des Mollusques-hôtes est nettement inférieur au nombre des Vertébrés-hôtes. Une même espèce de Mollusque peut abriter plusieurs Trématodes d'espèces voisines, et même très éloignées. Dans une même hécénose, des individus peuvent montrer des doubles et même des triples infestations (James, 1969 ; Vaes, 1979) ;

— malgré le grand nombre d'espèces de Mollusques, les Trématodes sont limités à certains groupes. Ainsi, les Monorchidiidae ne sont parasites que de *Venerida*, de même que les Fellodistomidae (mis à part les cycles découverts par Keio (1979, 1980) dont le Mollusque est un *Nucula* et *Proctoeces* parasite de *Mytilidae*), la majorité des Lepocreadiidae sont parasites de Buccinoidea et la majorité des Haploporidae, parasites des Rissoidea.

Comme l'avait supposé Leuckart en 1886, et par la suite de nombreux auteurs (Rohde, 1971 ; Wright, 1971 ; Richard, 1971 ; Pearson, 1972, etc...), les Trématodes semblent être, à l'origine, des

parasites de Mollusques qui ont conquis les Vertébrés beaucoup plus tard, quand les Poissons étaient bien différenciés. La spéciation s'est faite sans doute grâce à la conquête, par les Trématodes, de nouveaux hôtes-Vertébrés isolant ainsi génétiquement les parasites adultes.

Dans certains cas, les Trématodes semblent avoir évolué plus rapidement que leurs hôtes et l'on peut trouver plusieurs espèces d'un même genre ou d'une même famille dans des organes différents d'un même hôte.

Cependant, comme nous l'avons dit précédemment, il n'est pas possible, dans l'état actuel de nos connaissances, de mettre en évidence d'évolution parallèle entre les Trématodes et leurs hôtes Poissons. Peut-être la connaissance de cycles nouveaux, permettra-t-elle de mieux comprendre l'évolution de ces parasites et leurs rapports avec les Poissons.

BIBLIOGRAPHIE

- BAYSSAËRE-DUFOUR, C. et C., MAILLARD, 1974. — Chetotaxie de quatre cercaires d'Allocreadioidea. *Ann. Par. Hum. comp.*, 49 : 521-554.
- EUZET, L. et C., COMBES, 1980. — Les Problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. In « Les Problèmes de l'espèce dans le règne animal », T. III. *Mém. Soc. Zool. France*, n° 40 : 239-283.
- FROLOVA, E. N. et T. V., SICHERRINA, 1976. — « Sur la composition spécifique du genre *Azygia* Looss, 1899 (Trematoda, Azygiidae) dans les Lacs Kareliens ». *Nauchnye Doklady. Leningradskogo. Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Instituta. XXVIII Gertsenskie Chteniya, Biologiya* : 18-22.
- GIBSON, D. I. et R. A., BRAY, 1979. — The Hemiuroidea : terminology systematic and evolution. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool. series* 36 (2) : 35-146.
- JAMES, B. L., 1969. — The Digenea of the intertidal Prosobranch, *Littorina saxatilis* (Oliv). *Sonder Z. f. Zool. Syst. Evolutionforschung* 7 (4) : 273-316.
- KØIE, M., 1979. — On the morphology and life history of *Monascus* (= *Haplocladus*) *filiformis* (Rudolphi 1819) Looss, 1907 and *Steringophorus furciger* (Olsson, 1868) Odhner, 1905 (Trematoda, Fellodistomidae). *Ophelia*, 18 : 113-132.
- KØIE, M., 1980. — On the morphology and life history of *Steringotrema pagelli* (Van Beneden, 1871) Odhner, 1911 and *Fellodistomum fellis* (Olsson, 1868) Nicoll, 1909 (Syn. *S. oavutum* (Lebour, 1908) Yamaguti, 1953) (Trematoda, Fellodistomidae). *Ophelia*, 19 (2) : 215-236.
- LEUCKART, K. G., 1886. — The parasites of Man and the diseases which proceed from them. Transl. W. E. Hoyle, Edinburgh.
- MAILLARD, C., 1976. — Distomatoses de Poissons en milieu lagunaire. Thèse d'État. Université de Montpellier, 383 p.
- MANTER, H., 1957. — Premier Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés. Université de Neuchâtel, imp. Attinger : 185-198.
- ODENING, K., 1974. — A valuation of the vertebrate hosts in the life-cycle of *Azygia* (Trematoda). Proc. 3^e Intern. Congress of Parasitol. 1 : 424-425.
- PEARSON, J. C., 1972. — A phylogeny of life cycle patterns of the Digenea. *Advances in Parasitology*, 10, Academic Press, London : 153-189.
- PRITCHARD, M. H., 1966. — Studies on digenetic trematodes of hawaiian fishes : Family Opecoelidae Ozaki, 1925. *Zool. Jb. Syst. Bd.* 93, 173-202.
- RICHARD, J., 1971. — La chétotaxie des Cercaires. Valeur systématique et phylétique. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, sér. A, Zool., 67, 1-179.
- RORDE, K., 1971. — Phylogenetic origin of trematodes. *Parasit. Schreine*, 21 : 17-27.
- RORDE, K., 1978. — Latitudinal difference in host specificity of Marine Monogenea and Digenea. *Marine Biology*, 47 : 125-134.
- SMITH, J. W., 1972. — The blood flukes of cold-blooded Vertebrates and some comparison with the Schistosomes. *Helm. Abs. Serie A*, 42 (2) : 161-204.

- VAES, M., 1979. — Multiple infection of *Hydrobia stagnorum* (Gmelin) with larval Trematodes. *Ann. Par. Hum. comp.*, 54 (3) : 303-312.
- YAMAGUTI, S., 1952. — Parasitic worms mainly from Celebes. Part 1. New digenetic trematodes of fishes. *Acta Med. Okayama*, 8 : 146-198.
- YAMAGUTI, S., 1953. — Parasitic worms mainly from Celebes. Part 3. Digenetic trematodes of fishes II. *Acta Med. Okayama*, 8 : 257-295.
- YAMAGUTI, S., 1971. — Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates (2 parts). Keigaku publishing Co. Tokyo, Japan, 1074.
- WRIGHT, C. A., 1971. — Flukes and Snails. Science of Biology series n° 4. G. Allen et Unwin ed. London : 13-168.
- ЗНУКОВ, Е. В., 1976. — Specific feature of the trematode fauna of coastalfish in Cuba (Gulf of Mexico) *Problemy Zoologii*. Zool. inst. A.N. SSSR : 37-39.